Das Sitzverhalten einiger Orthetrum-Arten (Odonata)

Von

KARL F. BUCHHOLZ, Bonn

(Mit 4 Abbildungen)

Im Jahre 1956 führte ich, mit Mitteln des Landes Nordrhein-Westfalen, eine weitere Forschungsreise in Griechenland durch. Dem Herrn Kultusminister spreche ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank für seine großzügige Unterstützung aus.

Während dieser Reise traf ich diejenige Libelle, die ich 1954 als *Orthetrum anceps* (Schneider) *) bezeichnete, an mehreren Orten an. Auch am kristallklaren, schnellfließenden Monsgabach, der, aus dem Taygetos kommend, nördlich Sparta in den Evrotas einmündet, war sie in Anzahl vertreten. Im Schatten der weit über das Bachbett hinausragenden Zweige des Ufergebüschs und durch diese gedeckt, waren die Libellen gut anzupirschen, die auf deren besonnter, bachwärts gerichteter Seite saßen. Den ♂ der Art ist es eigen, daß sie ein Tagesrevier gründen und zwischen den Jagdflügen stets wieder zu dem einmal als Ansitz gewählten Zweig, ja meist zu einer ganz bestimmten Stelle dieses Zweiges zurückkehren. Während der Jagdflüge meiner Beobachtungsobjekte schob ich mich näher heran und verhielt mich ruhig, wenn sie auf ihren Ansitz zurückkehrten. Derart war es mir möglich, schließlich so nahe heranzukommen, daß das Objektiv meiner Kamera nur noch etwa 30 cm von dem photographierten ♂ (Bild 1) entfernt war.

Schon aus größerer Entfernung war mir bei der Betrachtung des Mattscheibenbildes aufgefallen, daß das *?anceps*-♂ nur mit vier Beinen auf dem Zweig saß. Aus so großer Nähe zeigte das vergrößerte Mattscheibenbild ganz deutlich, daß das vordere, prothorakale Beinpaar beim Sitzen nicht benutzt, sondern an den Prothorax angelegt wird. Die Femura werden dabei senkrecht nach oben gerichtet und liegen dem Prothorax an, während die Tibiae, in extreme Beugestellung gebracht, den Femura anliegen und abwärts weisen; die Tarsalglieder werden dabei medianwärts gekrümmt. In dieser Haltung überragen die femural-tibialen Gelenke den Prothorax nach oben, die Tarsalglieder nach unten.

Ohne optische Hilfsmittel sind diese Einzelheiten nicht zu beobachten. Ja, meist wird dieses Verhalten mit bloßem Auge — selbst wenn man darum weiß — nur schwer zu sehen sein, da sich die dünnen Beine vom

---

*) Um die Unsicherheit der Artzugehörigkeit zu kennzeichnen, stelle ich dem Artnamen das Fragezeichen voran. Denn noch weiß niemand Genaues darüber, was *Libellula anceps* SCHNEIDER, 1845, eigentlich ist. Fest steht zur Zeit lediglich, daß die Art, die ich 1954 als *anceps* auffaßte — und die ich auch hier meine — keinesfalls identisch ist mit der, die LONGFIELD (1955) für *anceps* hält.

Substrat häufig kaum abheben und überdies in der typischen Ruhestellung der Flügel von diesen verdeckt werden. Dazu kommt ferner, daß sich das prothoracale Beinpaar wenig von der Farbe des Thorax abhebt und — wenn es an den schmalen Prothorax angelegt ist — sozusagen zwischen der Wölbung der Facettenaugen und dem breiteren Thorax verschwindet. So ist es zu erklären, daß dieses eigenartige Sitzverhalten bisher nicht gesehen wurde *).

Nachdem ich zunächst dasjenige ♂, von dem ich das Verhalten zuerst sah, etwa eine halbe Stunde lang beobachtete, ohne daß es das prothoracale Beinpaar auch nur ein einziges Mal zum Festhalten benutzt hätte, wandte ich mich anderen ♂ der gleichen species zu. Ohne Ausnahme verhielten sich alle ♂ gleich. Damit war die Gesetzmäßigkeit zunächst gesichert. ♀ wurden nicht beobachtet, da sie nur in die Reviere der ♂ kommen, um Geschlechtspartner zu finden und die Eier abzulegen; daß sie sich aber den ♂ gleich verhalten, wird später gezeigt werden.

Es wurde sogleich vermutet, daß dieses eigenartige Sitzverhalten nicht nur einer Art der Gattung zukommen kann. Darum achtete ich während des weiteren Verlaufs meiner Reise speziell auf das Verhalten der *Orthetrum*-Arten, daneben aber auch auf das aller anderen Libellulidae. Neben *?anceps* beobachtete ich die congenerischen Arten *brunneum* und *cancellatum* auf den Inseln Siphnos, Milos und Naxos. Wie erwartet, verhielten sich die beiden Arten bezüglich der Haltung des Prothoraxbeinpaares so wie *?anceps*. An ♀ dieser Arten konnte nun auch beobachtet werden, daß sich die beiden Geschlechter darin gleich verhalten, woraus ich folgere, daß das auch für die ♀ von *?anceps* zutreffen muß.

Alle mir aus dem Leben bekannten *Orthetrum*-Arten setzen sich gerne auf den Boden; am seltensten sah ich das noch bei *?anceps*. Setzen sich aber diese *Orthetrum*-Arten an Pflanzenteile, so zeigen sich dabei artspezifische Verhaltensdifferenzierungen. So hält z. B. *?anceps* den Körper auch dann ganz vorwiegend horizontal, wenn er an Pflanzen sitzt, oder wählt entsprechende Pflanzenteile, die ihm diese Haltung ermöglichen, während *cancellatum* dabei eine vertikale Haltung (Bild 3) bevorzugt. Bei diesen verschiedenen Körperhaltungen ist natürlich die Verteilung des Gewichts auf die Beine eine ganz verschiedene. Daß die beiden Arten

*) Als diese Arbeit bereits gesetzt wurde, unterrichtete ich Herrn Dr. Schiemenz von meiner Entdeckung. Er machte mir daraufhin folgende Mitteilung zu der Sache: „Mir ist das schon lange bekannt; ich beobachtete diese eigenartige Sitzweise erstmals 1949 bei *O. cancellatum,* später auch bei *coerulescens,* aber mehrfach auch bei *Lib. 4-maculata!* Mit dem Feldstecher habe ich ganz speziell hierauf geachtet, um die Farbtafeln in meinem Buch (Libellen unserer Heimat) exakt ausführen zu können. Wie Sie auf den Tafeln sehen können, sitzen dort alle *Orthetrum* und auch *Lib. 4-masculata* nur auf vier Beinen! Ich hielt die Sache für nicht so wichtig, um sie auch im Text zu erwähnen. Der Maler hätte allerdings die Tibien ganz an den Femur angelegt zeichnen müssen, auf den Tafeln stehen sie etwas ab."

trotzdem beim Sitzen im Nichtgebrauch des ersten Beinpaares übereinstimmen, zeigt, wie tief diese Verhaltensform im Verhaltensschema der Gattung verankert ist. Dafür kann ich auch noch eine andere Beobachtung anführen. Das *cancellatum*-♀ (Bild 3) photographierte ich an einem sehr windigen Tag. Der böige Wind übte einen starken Druck auf die Flügel aus und verdrehte sie hin und wieder so stark in ihren Längsachsen, daß ich in der Dorsalansicht mitunter kaum noch mehr von den Flügelflächen sah, als den Raum zwischen Costa und Radius. Trotz dieser Belastung und des Rüttelns des Windes benutzte das ♀ nur ganz ausnahmsweise eines der prothoracalen Beine, um sich festzuhalten. Verdrehte ein heftiger Windstoß nur eines der Flügelpaare, entweder das rechte oder das linke, so wurde manchmal das prothoracale Bein der gleichen Körperseite zum Festhalten benutzt, während das der anderen Körperseite in Ruhestellung an den Prothorax angelegt verblieb. Aber diese asymmetrische Benutzung eines Vorderbeins trat immer nur ganz vorübergehend auf, um einen besonders heftigen Windstoß auszugleichen. Das zeigt, daß der Klammerreflex für das erste Beinpaar ganz weitgehend aufgehoben ist. Sicherlich ist der Nichtgebrauch des ersten Beinpaares bei *Orthetrum* die Folge eines Funktionswechsels und ethologisch als Höherentwicklung zu werten. Zwar kenne ich verhaltensmäßig nur vier der vielen *Orthetrum*-Arten, doch glaube ich hierin verallgemeinern und gleiches Verhalten für alle *Orthretum*-Arten annehmen zu dürfen.

Allerdings wird das prothoracale Beinpaar in einer besonderen Situation auch zum Festhalten an Pflanzenteilen benutzt, nämlich dann, wenn sich ein Pärchen während der Copulation an Pflanzenteile anhängt. Dabei hält sich nur das ♂ an der Pflanze fest, während die Beine des ♀ das Abdomen des ♂ umklammern (Bild 4). Im Gegensatz zum Sitzen, bei dem die Beine das Gewicht des Körpers abstützen, also einen Druck aufzufangen haben, wird beim Anhängen während der Copula ein Zug ausgeübt, wobei die Beine des ♂ zusätzlich noch durch das Gewicht des ♀ belastet werden. Es ist dies also ein Sonderfall, der nicht als Ausnahme vom Sitzverhalten betrachtet werden kann. Das „Anhängen" kennzeichnet den Unterschied gegenüber dem „Sitzen". Allerdings ist es bei den *Orthetrum*-Arten nicht die Regel, daß sich die Pärchen während der Copulation an Pflanzenteile anhängen. Vielleicht gibt es darin sogar artcharakteristische Unterschiede. Jedenfalls sitzen die Pärchen von *O. cancellatum* auch bei der Copulation gerne auf dem Boden. Dabei hält das ♀ das Abdomen des ♂ nicht umklammert, sondern benutzt seine Beine dazu, seinen eigenen Körper abzustützen. Somit hat das ♂ kein zusätzliches Gewicht zu tragen und sitzt in üblicher horizontaler Haltung. Darum nehme ich an, daß es sein prothoracales Beinpaar bei der Bodencopulation nicht benutzt, sondern an den Prothorax anlegt.

Vergleichen wir nun das beschriebene und für vier *Orthetrum*-Arten (neben den oben angeführten auch *coerulescens*) nachgewiesene Sitzverhalten, das sehr wahrscheinlich allen congenerischen Arten eigen ist, mit dem anderer Odonaten: Rein zahlenmäßig mag zunächst die mögliche Vergleichsbasis etwas schwach erscheinen, da die mir aus dem Leben bekannten europäischen Odonata kaum 5% des Artenbestandes der Welt darstellen. Doch muß man sich hierbei vergegenwärtigen, daß *Orthetrum* nahe der Spitze der angenommenen phylogenetischen Entwicklungsreihe steht, und andere Genera, bei deren Arten ein modifiziertes Sitzverhalten vermutet werden kann, wohl in der näheren Verwandtschaft zu suchen sind und nicht etwa bei Arten, die ursprünglicheren, im System weit entfernt stehenden Gattungen und Familien angehören. So entsprachen denn auch die von mir beobachteten Vertreter der Lestidae, Agrionidae und Coenagrionidae den diesbezüglichen Erwartungen. Wenn also alle europäischen Zygopteren ein ursprüngliches Sitzverhalten zeigen und alle sechs Beine benutzen, so darf wohl gefolgert werden, daß das allgemein für die Zygoptera gilt. Ähnlich dürften die Verhältnisse bei den primitiveren Familien der Anisoptera liegen. Die Aeshnidae und Cordulegasteridae der europäischen Fauna setzen sich gewöhnlich nicht derart, wie es die Libellulidae tun, sondern hängen sich vorzugsweise an Pflanzenteile an, wobei sie stets alle Beine benutzen. Ich nehme an, daß auch hier verallgemeinert werden darf und daß alle zu diesen Familien gehörenden Arten sich gleichsinnig verhalten. Auch für die Gomphidae, die beim Sitzen gleichfalls stets alle Beine benutzen, dürfte das gelten. Bei den Libellulidae dagegen möchte ich für Gattungen, deren Arten ich nicht aus dem Leben kenne, keine Mutmaßungen äußern. Trotzdem dürfte auch innerhalb der Familie gelten, was ich für die Ordnung annehme, nämlich, daß ein modifiziertes Sitzverhalten nur in der nächsten Verwandtschaft von *Orthetrum* anzutreffen sein wird. Denn alle von mir daraufhin beobachteten Arten verhalten sich ursprünglich und benutzen alle Beine beim Sitzen (cf. Bild 2). Beobachtet bzw. fotographiert wurden bisher folgende in Europa vorkommenden Gattungen bzw. Arten: *Crocothemis*, *Sympetrum* (mehrere Arten), *Trithemis (annulata)*, *Leucorrhinia* (mehrere Arten) und *Libellula (depressa)*. Demnach nehmen die Arten der Gattung *Orthetrum* — zumindest innerhalb unseres Faunengebietes — eine ganz ausgesprochene Sonderstellung bezüglich ihres Sitzverhaltens ein.

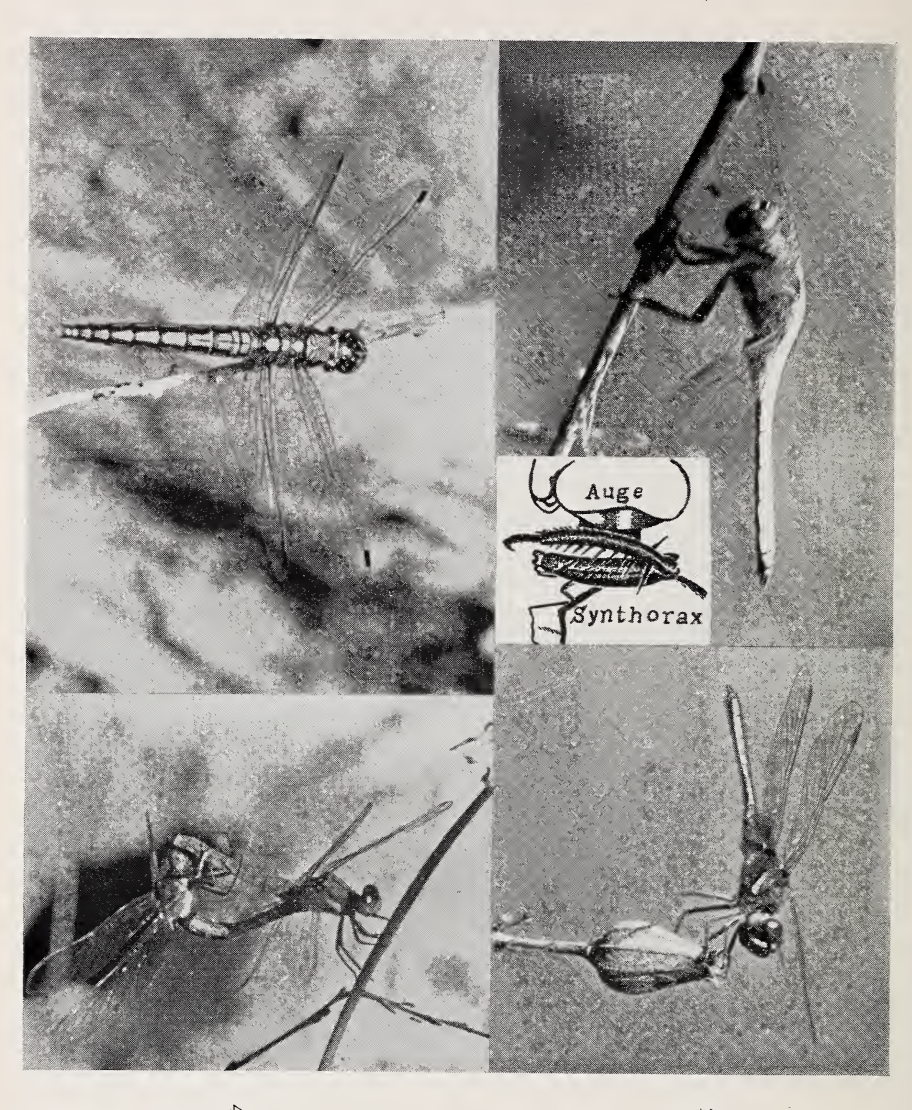
Das ursprüngliche Sitzverhalten ist fraglos durch den Gebrauch aller Beine gekennzeichnet und die Verhaltensform von *Orthetrum* stellt damit eine Höherentwicklung dar. Die Frage, aus welchem Anlaß sie sich bildete, ist natürlich — wie bei allen ethologischen Merkmalen — nicht leicht zu beantworten. Wie ich oben bereits andeutete, glaube ich jedoch, daß sie bei *Orthetrum* auf einem Funktionswechsel des ersten Beinpaares beruht.

Diese Annahme scheint mir darum nahe zu liegen, weil das erste Beinpaar bei den Odonata das am höchsten spezialisierte ist. Schon die Stellung der Coxae lassen erkennen, daß es zum Schreiten ungeeignet ist, die Gelenke erlauben den Femura nur eine Schwenkung senkrecht zur Körperachse. Außerdem trägt das erste Beinpaar ausnahmslos bei allen Odonata den Putzapparat, übernahm also schon im Laufe der Entwicklungsgeschichte eine zusätzliche Funktion. Bei *Orthetrum* — und wahrscheinlich einer kleinen Gruppe nahestehender Libellulidae — übertraf die zunächst zusätzliche Funktion die ursprüngliche allmählich an Bedeutung, was schließlich dazu führte, daß der Klammerreflex beim ersten Beinpaar beim normalen Sitzen nicht mehr ausgelöst wird.

Literatur

Buchholz, K. F., 1954, Zur Kenntnis der Odonaten Griechenlands. Bonn. Zool. Beitr., Sonderband 1954, I. Teil.

Longfield, C., 1955, The Odonata of N. Angola, Part I, A revision of the African species of the genus *Orthetrum*. Servicos culturais, companhia de Diamantes de Angola. 27. Lisboa.



unten ——→ oben

Typische Haltung einiger Libellulidae (nach Farbaufnahmen des Verfassers). Bild 1 (Bild mit Zeichnung): *Orthetrum ?anceps*, ♂, Taygetos, Peloponnes; Detailzeichnung innerhalb dieses Bildes: das an den Prothorax angelegte erste Bein. — Bild 2: *Sympetrum fonscolombei*, ♂, Mandelieu, Provence. — Bild 3: *Orthetrum c. cancellatum*, ♀, Insel Naxos. — Bild 4: *Orthetrum b. brunneum*, ♂ + ♀ in copula, Insel Paros.